УДК 576.895.122.1

# СОВРЕМЕННЫЙ СОСТАВ ПОДСЕМЕЙСТВА ENCOTYLLABINAE (MONOGENOIDEA: CAPSALIDAE)

## © Т. П. Егорова

Подсем. Encotyllabinae было обосновано в 1892 г. Монтичелли (Monticelli, 1892) и вошло в состав сем. Capsalidae Baird, 1853 с типовым и единственным родом Encotyllabe Diesing 1850, который позднее Прайс (Price, 1939) поместил в подсем. Вепеdeniinae Johnston, 1931. Спростон (Sproston, 1946) восстановила подсем. Епсоtyllabinae, что было поддержано Быховским (1957) и Ямагути (Yamaguti, 1963). Впоследствии для подсемейства были описаны еще два рода — Neoencotyllabe Gupta et Krishna, 1980 и Alloencotyllabe Khalil et Abdul-Salam, 1988.

Род Neoencotyllabe с типовым и единственным видом N. muelleri был обоснован Гуптой и Кришной (Gupta, Krishna, 1980) на основании изучения только одного экземпляра моногенеи, собранного с жабр морской рыбы Drepane punctata из Индии. Основными признаками, отличающими его от типового рода Encotyllabe, авторы посчитали наличие одного семенника (что для капсалид нехарактерно) и замкнутого кишечника (признак важный на уровне подсемейства и не свойственный энкотиллабинам). При этом схематичный рисунок сопровождается очень кратким описанием. Мы разделяем сомнения Халила и Абдул-Саляма (Khalil, Abdul-Salam, 1988) по поводу достоверности рода Neoencotyllabe. Попытки этих авторов получить типовой материал для повторного изучения и подтверждения валидности этого рода не увенчались успехом. В связи с этим мы поддерживаем предложение Халила и Абдул-Саляма считать род Neoencotyllabe genus iquirendum.

Таким образом, мы предлагаем числить в подсем. Encotyllabinae два рода (*Encotyllabe* и *Alloencotyllabe*) и 19 видов. По данным Спростон (Sproston, 1946), Ямагути (Yamaguti, 1963) и Лалера (Lawler, 1981) число родов и видов в подсемействе было соответственно: 1/8, 1/12, 1/15.

Большинство видов энкотиллабин было обнаружено в ротовой полости и глоточном отделе их хозяев — рыб, в то время как основными местами обитания капсалид являются жабры, жаберная полость и поверхность тела. Исследования Халила и Абдул-Саляма, тщательно изучивших три вида энкотиллабин (Encotyllabe spari, E. kuwaitensis и Alloencotyllabe caranxi), показали, что глотка рыб (особенно ее нижний отдел) является обычным местом нахождения этих моногеней, хотя, как они предполагают, некоторые экземпляры могут мигрировать на жабры перед или после гибели хозяина. К такому же выводу пришли Вильямс и Беверли-Бартон (Williams, Beverley-Вигtоп, 1989) при изучении достаточно большого количества экземпляров моногеней видов Encotyllabe caballeroi, E. spari и E. chironemi, собранных от рыб восточного побережья Австралии с последующим их переописанием.

Прикрепительный диск энкотиллабин, расположенный на конце мощной мышечной ножки, отличается от диска других капсалид колоколоподобной формой и

Распределение видов родов Encotyllabe и Alloencotyllabe по группам хозяев Distribution of species of the genera Encotyllabe and Alloencotyllabe on hosts

Моногенеи вид родов	Рыбы			
	отряд	подотряд	надсемейство	семейство
E. nordmanni	Perciformes	Percoidei	Percoidea	Bramidae
E. lutiani				Lutjanidae
E. spari				Serranidae
E. caballeroi				Lethrinidae
E. spari				
E. caballeroi				Nemipteridae
E. spari				
E. fotedari				Mullidae
E. spari				
E. caranxi				Carangidae
E. kuwaitensis				
A. caranxi				
E. caballeroi				Pomadasyidae
E. pagrosomi				
E. spari				
E. lintoni				Sparidae
E. monticelli				
E. pagelli				
E. pagrosomi				
E. spari				
E. vallei				
E. nordmanni			Pomacentroidea	Pomacentridae
E. chironemi			Cirrhitoidea	Chironemidae
E. chironemi				Cheilodactylida
E. embiotoca			Embiotocoidea	Embiotocidae
E. paronae			Labroidea	Labridae
E. punctatai				Drepanidae
E. pricei	Scorpaeniformes	Scorpaenoidei		Scorpaenidae
E. spari				

наличием двух пар срединных крючьев (гамул), из которых крючья первой пары крупные и мощные, второй — мелкие. Такой диск более приспособлен для прикрепления к эластичным тканям и действует как поршень, всасывая мягкую поверхность с дополнительным заякориванием мощными крючьями. Согласно данным исследования Вайтингтона и Кирна (Whittington, Kearn, 1992), проведенного по изучению яиц и личинок Encotyllabe caballeroi и E. caranxi, прикрепительный диск энкотиллабин претерпевает в постличиночном развитии гораздо большие изменения, чем у других капсалид. Это в первую очередь изменение чашеподобной формы диска в колоколоподобную, потеря дополнительных склеритов и сухожилий, связывающих их, потеря септ и мощное развитие одной из двух пар гамул. Случай обнаружения структур, гомологичных дополнительным склеритам, был отмечен Т. А. Тимофеевой у одного взрослого экземпляра Encotyllabe sp. с жабр Pomadasys argenteus и определен автором как атавизм.

Яйца энкотиллабин, как и у большинства капсалид, имеют тетраэдрную форму, но снабжены не одним, а тремя отростками, два из которых короткие, а один длинный. Случаи нахождения нескольких яиц энкотиллабин, сплетенных с помощью отростков вокруг ножки, соединяющей прикрепительный диск с телом (Kohn e. a., 1984; Whittington, Kearn, 1992), и пучка яиц Encotyllabe caballeroi в глотке Lethrinus chrysostomus (Williams, Beverley-Burton, 1989), а также последние данные Вайтингтона и Кирна о безресничной личинке у E. caballeroi и E. caranxi дают повод предполагать возможность развития яиц энкотиллабин на теле хозяина с последующим его перезаражением.

Основная часть видов энкотиллабин (89 %) паразитируют на многих семействах рыб отряда Perciformes и всего два вида на рыбах отряда Scorpaeniformes, что показано в таблице распределения их по группам хозяев. В таблице отражены сведения, собранные ранее (Лебедев, 1967), а также данные, соответствующие современным исследованиям.

#### Подсем. Encotyllabinae Monticelli, 1892

Диагноз. Capsalidae. Тело удлиненное или удлиненно-овальное, боковые края могут загибаться вентрально; передний конец в виде двух лобных долей с небольшими мышечными присосками в основании и складчатой мембраной с переднебоковых сторон. Глазки имеются или отсутствуют. Прикрепительный диск без септ, колоколообразный, со складчатой маргинальной мембраной, расположен на конце мышечной ножки и вооружен двумя парами гамул (первая — крупные и мощные, вторая — мелкие) и 14 краевыми крючочками. Фаринкс круглый или колбообразный, железистый. Кишечные стволы ветвистые, сзади не сливаются. Общее генитальное отверстие субмедиальное, открывается вентрально между фаринксом и левой передней присоской. Два семенника круглые или яйцевидные, расположены рядом или друг за другом в передней половине тела. Железы Гото есть или нет. Семяпровод извитой. Копулятивный орган крупный, вооружен или нет. Яичник округлый, включает семяприемник. Вагина короткая, открывается вентрально около верхнего края желточника медиально или субмедиально. Желточные фолликулы многочисленные, занимают большую часть тела от фаринкса до заднего конца. Яйца тетраэдрные с тремя отростками.

Паразиты глотки, ротовой полости и жабр морских костистых рыб. Типовой род *Encotyllabe*.

Больше половины известных видов родов Encotyllabe было зарегистрировано единожды. Описания некоторых из них (E. lintoni, E. masu, E. monticelli, E. pricei) сделаны по 1—2 экз. и, как правило, неполные и недостаточно иллюстрированы. Благодаря последним исследованиям (Williams, Beverley-Burton, 1989; Iwata, 1990a, 1990b; Whittington, Kearn, 1992) были повторно обнаружены и переописаны на основе больших серий такие виды, как E. caballeroi, E. caranxi, E. chironemi, E. spari. Данные этих авторов, а также Ноубла (Noble, 1966), описавшего E. embiotoca по 8 экз. моногеней, Халила и Абдул-Саляма (Khalil, Abdul-Salam, 1988), описавших E. kuwaitensis по 12 экз., показали, что моногенеи одного и того же вида могут иметь морфологические различия в зависимости от возраста и половой зрелости, а также вследствие искажения формы и положения органов паразита при сильном придавливании в процессе изготовления препаратов. В связи с этим Ноубл считает, что виды, описанные по 1—2 экз., следовало бы рассматривать как временные.

Что касается одного из этих видов — *E. masu*, собранного с жабр *Oncorhynchus masu* Исии и Савадой (Ishii, Sawada, 1938), мы вслед за Быховским (1957) склонны считать этого хозяина случайным. Ямагути в одной из своих работ (Yamaguti, 1943) предположил, что *E. masu* является синонимом вида *E. spari*, который встречается на 11 видах окунеобразных рыб, но, очевидно, не имея подтверждения этому, позднее (Yamaguti, 1963) признал его отдельным видом. Учитывая все это, предлагаем рассматривать вид *Encotyllabe masu* как species inquirendum.

Диагноз. Encotyllabinae. Тело удлиненно-овальное, боковые края обычно загибаются вентрально; передний конец в виде двух лобных долей с мышечными присосками в основании и широкой складчатой мембраной с переднебоковых сторон. Глазки имеются. Прикрепительный диск без септ, колоколообразный, со складчатой мембраной, расположен на конце вытянутой мышечной ножки и вооружен двумя парами гамул (первая — крупные и мощные, вторая — мелкие) и 14 краевыми крючочками. Фаринкс круглый или колбообразный, железистый, иногда с пальцеобразными выростами, выдвигающийся. Кишечные стволы ветвистые, сзади не сливаются. Общее генитальное отверстие субмедиальное, открывается вентрально между фаринксом и левой передней присоской. Два семенника расположены рядом или друг за другом, находятся в передней половине тела, ближе к середине. Железы Гото есть или нет. Семяпровод извитой. Копулятивный орган невооруженный. Вагина очень короткая, открывается вентрально возле верхнего края желточника. Желточные фолликулы многочисленные, занимают большую часть тела. Яйца тетраэдрные с тремя отростками.

Паразиты глотки, ротовой полости и жабр морских костистых рыб.

Типовой вид *E. nordmanni* Diesing, 1850. Син.: *Tristoma exacavatum* Nordmann in Diesing, 1850; *T. nordmanni* (D., 1850) Taschenberg, 1878; *Plectanocotyle* n. (D., 1850) Braun, 1890; хозяева: *Brama mediterranea*, район обнаружения не указан (Diesing, 1850); *Heliaster chromis*, побережье Франции (Froissant, 1930).

Другие виды. E. caballeroi Velasquez 1977; хозяева: Lethrinus nebulosus, Филиппичы (Velasquez, 1977); L. chrysostomus, Австралия, р-н Большого Барьерного Рифа Williams, Beverley-Burton, 1989); L. miniatus, Gymnocranius audleyi, Scolopsis monogramma, Австралия (Whittington, Kearn, 1992); Scolopsis sp., Северо-Вьетнамский залив (наши данные).

- E. caranxi Lebedev, 1967; хозяева: Caranx lutescens, Большой Австралийский залив, Тасманово море (Лебедев, 1967); Caranx sp. (nobilis?), Австралия (Williams, Beverley-Burton, 1989); Pseudocaranx dentex, Австралия (Whittington, Kearn, 1992); Caranx sexfasciatus, Манарский залив (наши данные).
- E. chironemi Robinson, 1961; хозяева: Chironemus spectabilis, Новая Зеландия (Robinson, 1961); Nemadactylus macropterus, Австралия (Williams, Beverley-Burton, 1989).
- E. embiotocae Noble, 1966; хозяева: Cymatogaster aggregata, Amphistichus argente-us, Калифорния (Noble, 1966).
- E. fotedari Gupta et Krishna, 1980; хозяин: Upeneus macronemus, Индия (Gupta, Krishna, 1980).
- E. kuwaitensis Khalil et Abdul-Salam, 1988; хозяева: Caranx sp., побережье Кувейта (Khalil, Abdul-Salam, 1988); Caranx sexfasciatus, Манарский залив (наши данные).
- E. lintoni Monticelli, 1909; син.: E. sp. Linton, 1907; хозяин: Calamus calamus, Бермуды (Linton, 1907).
  - E. lutiani Tripathi, 1959; хозяин: Lutjanus johni, Индия, Мадрас (Tripathi, 1959).
- E. monticelli Perez-Vigueras, 1940; хозяин: Calamus bajonado Куба (Perez-Vigueras, 1940).
- E. pagelli Beneden et Hesse, 1863; син.: Tristomum pagelli (B. et H., 1863) Taschenberg, 1878; хозяин: Pagellus centrodontus, побережье Британии (Beneden, Hesse, 1863), побережье Ирландии (Little, 1929).
- E. pagrosomi MacCallum, 1917; хозяева: Pagrosomus auratus, Австралия (MacCallum, 1917); Caulolatilus sp., о-ва Галапагос (Meserve, 1938); Pomadasys macracanthus, Мексика (Bravo-Hollis, 1958), Chrysophrys auratus, Австралия (Roubal e. a., 1983).
- E. paronae Monticelli, 1907; син.: E. sp.? Parona et Perugia, 1890; хозяин: Crenilabrus pavo, Италия (Parona, Perugia, 1890).
- E. pricei Koratha, 1955; хозяин: Scorpaena plumieri, побережье штата Техас (Koratha, 1955).

E. punctatai Gupta et Krishna, 1980; хозяин: Drepane punctata, Индия (Gupta, Krishna, 1980).

E. spari Yamaguti, 1934; хозяева: Sparus macrocephalus, Plectorhynchus pictus, Epinephelus akaara, Япония, Внутреннее море (Yamaguti, 1934); Gymnocranius griseus, Plectorhynchus sp. Тонкинский залив (Мамаев, 1970); Haemulon sciurus, южноамериканские воды (Kohn e. a., 1984); Nemipterus virgatus, Pagrus major, Sebastes inermis, Parapristipoma trilineatus, Япония (Iwata, 1990a); Upeneus tragula, Plectorhynchus pictus, Lethrinus nebulosus, Япония (Iwata, 1990b).

E. vallei Monticelli, 1907; хозяева: Chrysophrys aurata, Италия Триест (Monticelli, 1907); Dentex sp., Италия (Palombi, 1949); Diplodus puntazzo, Адриатическое море (Radujkovic, Euzet, 1989).

Species inquirendum. E. masu Ishii et Sawada, 1938; хозяин: Oncorhynchus masou, Япония (Ishii, Sawada, 1938).

#### Род Alloencotyllabe Khalil et Abdul-Salam, 1988

Диагноз. Encotyllabinae. Тело удлиненное, боковые края не загибаются вентрально; передний конец в виде двух лобных долей с небольшими круглыми мышечными присосками в основании и складчатой мембраной с переднебоковых сторон; между присосок располагаются ряды шипов. Глазки отсутствуют. Прикрепительный диск без септ, колоколообразный, со складчатой маргинальной мембраной; располагается на конце мышечной ножки и вооружен двумя парами гамул (первая — крупные и мощные, вторая — мелкие) и 14 краевыми крючочками. Фаринкс крупный, железистый; кишечные стволы с боковыми выростами, сзади не сливаются. Общее генитальное отверстие субмедиальное, открывается между фаринксом и левой передней присоской. Два семенника расположены рядом в первой трети тела. Копулятивный орган крупный, вооружен шипами в передней части. Яичник округлый, включает семяприемник. Вагина мешковидная, короткая; вагинальное отверстие большое, медиальное с двумя группами наружных желез. Желточные фолликулы многочисленные. Яйца тетраэдрные с тремя отростками.

Паразиты глотки морских костистых рыб.

Типовой и единственный вид: A. caranxi Khalil et Abdul-Salam, 1988; хозяин: Caranx sp., побережье Кувейта (Khalil, Abdul-Salam, 1988).

# Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Лебедев Б. И. Два новых вида моногеней из рода Encotyllabe Diesing, 1850 от окунеобразных пелагических рыб новозеландско-австралийского шельфа // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 6. С. 529—534.
- Мамаев Ю. Л. Гельминты некоторых промысловых рыб Тонкинского залива // Гельминты животных Юго-Восточной Азии. М.: Наука, 1970. С. 127—190.
- Beneden P. J. van, Hesse C. E. Recherches sur les bdellodes (hirudinees) et les trematodes marines // Mem. Acad. Roy Sci. Belg. 1863. Vol. 34. P. 1—142.
- Bravo-Hollis M. Trematodes de peces marinos de aguas mexicanas. XIV. Cuarto monogeneos de la familia Capsalidae Baird, 1853, de las costas del Pacifico, incluyendo una especie // An. Inst. Biol. Univ. Mex. 1958. Vol. 28, N 1—2. P. 195—216.
- Diesing K. M. Systema helminthum. Vindobonae, 1850. 1: xiii, 1. L. 679 p. [Reprinted in 1960 together with vol. 2 as Historiae Naturalis Classica, t. XI, by J. Cramer, Weinheim, Hafner, N. Y.].
- Froissant A. Contribution a l'etude de quelques trematodes ectoparasites. Imprimerie de la Cour d'Appel. Paris. 1930. 86 p.
- Gupta S. P., Krishna. Encotyllabe punctatai sp. n., E. fotedari sp. n. and Neoencotyllabe muelleri g. n. sp. n. (Monogenea) from marine fishes // Helminthologia. 1980. Vol. 17, N 2. P. 83—89.

- Ishii N., Sawada T. Studies on the ectoparasitic trematodes III // Jap. J. Exp. Med. Govt. Inst. Infect. Dis., Tokyo Imp. Univ. 1938. Vol. 16, N 3. P. 239—249.
- I wata K. Ectoparasitic trematodes from marine fishes of Kyusuy, Janan. I. The family Capsalidae (Monogenea) // Med. Bull. Fukuoka Univ. 1990a. Vol. 17, N 4. P. 427—440.
- Iwata K. Ectoparasitic trematodes from marine fishes of Iriomote Island. I. The family Capsalidae (Monogenea) // Med. bull. Fukuoka Univ. 1990b. Vol. 17, N 4. P. 441—445.
- Khalil L. F., Abdul-Salam J. B. The subfamily Encotyllabinae (Monogenea: Capsalidae) with description of Alloencotyllabe caranxi n. g., n. sp. and Encotyllabe kuwaitensis n. sp. // Systematic Parasitology. 1988. Vol. 11. P. 139—150.
- Kohn A., Abramson B., Macedo B. Studies on some monogenean parasites of Haemulon sciurus (Shaw, 1803) (Pomadasyidae) // J. of Helminthol. 1984. Vol. 58. P. 213—218.
- Koratha K. J. Studies on the monogenetic trematodes of the Texas coast. I. Results of a survey of marine fishes at Port Aransas, with a review of Monogenea reported from the Gulf of Mexico and notes on euryhalinity, host-specificity and relationship of the Remora and Cobia // Publ. Inst. Mar. Sci. (U. Texas). 1955. Vol. 4, N 1. P. 233—250.
- Lawler A. R. Zoogeography and host-specificity of the superfamily Capsaloidea Price, 1936 (Monogenea: Monopisthocotylea). Special paper in Marine Science. Number 6, of the Virginia Institute of Marine Science. 1981. XXV + 650 p.
- Linton E. Notes on parasites of Bermuda fishes # Proc. U. S. Nat. Mus. 1907. Vol. 33. P. 85—126. Little P. A. The trematode parasites of Irish marine fishes # Parasitology. 1929. Vol. 21, N 1—2. P. 22—30.
- MacCallum G. A. Some new forms of parasitic worms // Zoopathologica. 1917. Vol. 1, N 2. P. 43-75.
- Meserve F. G. Some monogenetic trematodes from the Galapagos Islands and the neighboring Pacific // Rep. Allan Hancock Pacific Exped. (1932—1937). 1938. Vol. 2, N 5. P. 31—89.
- Monticelli F. S. Di alcuni organi di tatto nei tristomidi. Contributo allo studio dei trematodi monogenetici. Parte I // Boll. Soc. Nat. Napoli (1891). 1892. I Ser. Vol. 5, N 2. P. 99—134.
- Monticelli F. S. Il genere Encotyllabe Diesing / Ann. Mus. Zool. R. Univ. Napoli, n. s. 1907. Vol. 2, N 20. 13 p.
- Noble E. R. The genus Encotyllabe (class Trematoda) with a description of a new species // Trans. Am. Microsc. Soc. 1966. Vol. 85, N 1. P. 144—151.
- Palombi A. I trematodi d'Italia. Parte I. Trematodi monogenetici // Arch. Zool. Ital. 1949. Vol. 34. P. 203—408.
- Parona C., Perugia A. Die trematodi della branchie di pesci italiani // Atti Soc. Ligust. Sci. Nat. Georg. 1890. Vol. 1, N 1. P. 59—70.
- Perez-Vigueras I. P. Notas sobre algunas especies nuevas de trematodos y sobre otras poco conocidas // Univ. Habana. 1940. Vol. 5. N 28—29. P. 217—242.
- Price E. W. North American monogenetic trematodes. III. The family Capsalidae (Capsaloidea) # J. Washington Acad. Sci. 1939. Vol. 29, N 2. P. 63—92.
- Radujković B. M., Euzet L. Parasites des poissons marins du Montenegro: Monogenes // Acta Adriat. 1989. Vol. 30, N 1—2. P. 51—135.
- Robinson E. S. Some monogenetic trematodes from marine fishes of the Pacific // Trans. Am. Microsc. Soc. 1961. Vol. 80, N 3. P. 235—266.
- Roubal F. R., Armitage J., Rohde K. Taxonomy of metazoan ectoparasites of snapper, Chrysophrys auratus (family Sparidae), from Southern Australia, Eastern Australia and New Zealand // Austr. J. Zool. 1983. Suppl. Ser. N 94. P. 1—68.
- Sproston N. G. A synopsis of the monogenetic trematodes // Tr. Zool. Soc. London. 1946. Vol. 25, N 4. P. 185—600.
- Tripathi Y. R. Monogenetic trematodes from fishes of India // Indian J. Helminthol. (1957) 1959. Vol. 9, N 1—2. P. 1—149.
- Velasquez C. C. A new monogenetic trematode, Encotyllabe calalleroi sp. nov. (Capsalidae) in a marine fish from the Philippines // Excerta Parasitol. en Mem. de Doctor E. Caballero y Caballero. 1977. P. 117—120.
- Whittington I. D., Kearn G. C. The eggs and oncomiracidia of Encotyllabe spp. and the relationship between encotyllabines and other capsalid monogeneans // Parasitology. 1992. Vol. 104. P. 253—261.
- Williams A., Beverley-Burton M. Redescription of three species of the genus Encotyllabe (Capsalidae: Monogenea) from fishes of the east coast of Australia // Austr. J. Zool. 1989. Vol. 37. P. 45—53.
- Yamaguti S. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 2. Trematodes of fishes, 1 // Jap. J. Zool. 1934. Vol. 5, N 3. P. 249—541.

Yamaguti S. Verzeichnis der ektoparasitischen Trematoden der japanischen Fische. Privat. publ. distributed to members of Japanese Parasitol. Soc., 1943. 3 p.

Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. IV. Monogenea and Aspidocotylea. N. Y.: Intersc. Publ. 1963. 699 p.

БПИ, г. Владивосток, 690022

Поступила 3.10.1999

# RECENT COMPOSITION OF THE SUBFAMILY ENCOTYLLABINAE (MONOGENEA: CAPSALIDAE)

T. P. Egorova

Key words: Monogenea, Capsalidae, Encotyllabinae, systematics.

## SUMMARY

The historical account and recent taxonomic consideration of the monogenean subfamily Encotyllabinae are given. Main criteria used for diagnostics of the subfamily and its genera are discussed.